

# Beiträge zur Mikrochemie des Spaltöffnungsapparates

Von

Nestor Hamorak

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der k. k. Universität in Wien  
Nr. 80 der zweiten Folge

(Mit 3 Tafeln und 2 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Oktober 1915)

## I. Einleitung.

Gelegentlich einer Untersuchung des Blattes von *Philodendron cuspidatum* fielen mir im mikroskopischen Bilde in den Nebenzellen des Spaltöffnungsapparates schwach rosenrote Kügelchen auf, welche man bei flüchtiger Beobachtung für Öl hätte halten können. Der Durchmesser dieser Kugeln ist  $\pm 2$  bis 3mal größer als der Durchmesser der in den Schließzellen enthaltenen Chlorophyllkörner. Um erstere Gebilde näher zu untersuchen, ließ ich auf sie Osmiumsäure,  $\text{OsO}_4$ , einwirken;<sup>1</sup> es wurde der ganze Inhalt der Nebenzellen schön blau.

Das war bei allen Nebenzellen der Fall. Manchmal zeigten die Reaktion auch jene Zellen, welche an der Polseite der Schließzellen liegen, während andere Epidermiszellen vollständig ungefärbt blieben. Diese und andere Reaktionen, von welchen später die Rede sein wird, haben erwiesen, daß es sich hier um die Lokalisation von Gerbstoff handelt, welcher in den Nebenzellen und manchmal auch in den an

---

<sup>1</sup> H. Molisch, Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913, p. 107.

der Polseite der Spaltöffnung liegenden Zellen enthalten ist, dagegen weder in anderen Epidermiszellen noch in den Schließzellen vorkommt.

Nun ist dieses Vorkommen von gewissen Stoffen nur in den Nebenzellen so überraschend, daß eine eingehende Untersuchung mannigfache und interessante Resultate versprechen konnte. Vor allem ist es naheliegend, daß diese Aufstapelung der Gerbstoffe in Nebenzellen im Dienste des Spaltöffnungsapparates stehen könnte, was aus ihrer auffälligen Verteilung hervorzugehen scheint. Eine solche Untersuchung versprach auch, Beziehungen zwischen Nebenzellen und Spaltöffnungen zu finden, und zwar nicht nur wegen ihrer topographischen Lage, sondern auch wegen ihrer chemischen und physiologischen Eigenschaften.

Dazu kommt, daß die Fragen von der Bedeutung der Nebenzellen bisher in der Literatur beinahe unerörtert blieben, ihr enger Zusammenhang mit den Schließzellen nie gehörig hervorgehoben wurde, ihre Individualität den anderen Epidermiszellen gegenüber nie genug berücksichtigt wurde. Es finden sich zwar in der Literatur Andeutungen auf manche spezielle Rolle der Nebenzellen. Die viel diskutierte Frage,<sup>1</sup> ob nur die Schließzellen oder auch die angrenzenden Epidermiszellen — also hauptsächlich die Nebenzellen — im Spiel des Öffnens und Schließens der Spaltöffnungen wirksam sind, berührte auch die Frage nach der Bedeutung der Nebenzellen. Es befaßte sich Benecke<sup>2</sup> mit den Nebenzellen, und zwar hauptsächlich mit ihrer topographischen Lage, dann auch mit ihrer physiologischen Bedeutung. Die Ergebnisse seiner Arbeit faßt Benecke<sup>3</sup> in folgenden Sätzen zusammen:

»Wir glauben zu der Annahme berechtigt zu sein, daß die Nebenzellen als Schutzorgane für die Spaltöffnung dienen, bestimmt, die Wirkungen der Gestaltsveränderung der Blattzellen auf die Schließzellen abzuschwächen. Einen näheren Einblick in ihre Funktion gelang es uns nicht zu gewinnen...«

<sup>1</sup> H. Leitgeb, Beiträge zur Physiologie des Spaltöffnungsapparates. Mitteilungen des Botanischen Institutes zu Graz. Jena 1888, Bd. I, p. 131, und die hier zitierte Literatur.

<sup>2</sup> W. Benecke, Die Nebenzellen der Spaltöffnungen. Botanische Zeitung 1892, 50. Bd., Nr. 32 u. ff.

<sup>3</sup> W. Benecke, l. c., p. 602.

Wie oben erwähnt, sind wir genötigt, die Nebenzellen als einen Teil des Spaltöffnungskomplexes aufzufassen. Diese Tatsache nun, daß die zu diesem Komplex gehörenden Zellen einen spezifischen Chemismus aufweisen, lenkt unsere Aufmerksamkeit auf den Chemismus des ganzen Spaltöffnungskomplexes hin, das ist der Schließzellen, der Nebenzellen und der Mesophyllzellen, welche die Atemhöhle umgrenzen. Über den Chemismus dieses Spaltöffnungskomplexes findet sich in der Literatur sehr wenig und es sind nur einige Ergebnisse, die ich in sinngemäßen Zusammenhang mit meiner Arbeit bringen kann.

Seit langem ist bekannt, daß in den Schließzellen Chlorophyllkörner vorkommen, während in den anderen Epidermiszellen phanerogamer Pflanzen das Chlorophyll gar nicht oder nur in Ausnahmefällen zu finden ist.<sup>1</sup> Das allein verursacht schon einen differenten Chemismus der Schließzellen gegenüber anderen Epidermiszellen. Infolge der Tätigkeit des Chlorophylls bildet sich in den Schließzellen Stärke, welcher nach den neuen Untersuchungen von Lloyd<sup>2</sup> und Iljin<sup>3</sup> eine wichtige Rolle beim Spiel des Öffnens und Schließens der Spaltöffnungen zukommt. Nach der Auffassung des letztgenannten Autors befinden sich nämlich in den Schließzellen diastatische Enzyme, welche je nach den äußeren Einflüssen (Licht, Feuchtigkeit der Luft, Temperatur) entweder die Stärke in Zucker verwandeln oder umgekehrt. Mit diesen Umwandlungen verändert sich auch der osmotische Druck in den Schließzellen, und zwar vergrößert er sich nach der Bildung von Zucker und verkleinert sich nach der Bildung von Stärke. Die Veränderung des osmotischen Druckes beeinflusst wieder den Zustand der Spaltöffnungen; bei hohem Druck werden sie geöffnet, bei kleinem geschlossen. Wenn die Untersuchungen Iljin's durch eine größere Anzahl von Beweisen

---

<sup>1</sup> A. Stöhr, Über Vorkommen von Chlorophyll in der Epidermis der Phanerogamen. Laubblätter. 1879. Diese Sitzungsberichte, 79. Bd.

<sup>2</sup> Lloyd, Physiologie of Stomata. Washington 1908; zitiert nach Iljin.

<sup>3</sup> W. S. Iljin, Die Regulierung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit der Veränderung des osmotischen Druckes. 1915. Beihefte zum Botan. Zentralbl., Bd. XXXII, Heft 2.

gestützt wären, dann hätten wir es hier mit einer plausiblen Erklärung der Lokalisation der Stärke in den Schließzellen zu tun.

Außer diesen direkten Beweisen eines spezifischen Chemismus der Schließzellen sind einige Ergebnisse bekannt, welche das indirekt bewiesen. Die auffallende Widerstandsfähigkeit der Schließzellen gegen schädliche Einflüsse ist es, die uns zu dieser Schlußfolgerung führt. So beobachtete Leitgeb<sup>1</sup> eine größere Widerstandsfähigkeit der Schließzellen gegenüber höheren Wärmegraden. Ein Epidermisstreifen von einer verwelkenden Blüte von *Gallonia candicans*, durch eine Minute im Wasser von 53° C. gehalten, zeigte noch zahlreiche Schließzellen lebend. In der Luft wurden noch höhere Temperaturen — bis 59° C. — ertragen. Auch gegen Fäulnis erwiesen sich die Schließzellen sehr widerstandskräftig: in abgezogenen, im Wasser liegenden Epidermisstreifen waren sie noch nach 8 Tagen lebend. Weiter beobachtete Leitgeb, daß an abgeschnittenen und feucht gehaltenen Blüten einzelne Schließzellen turgeszent und lebend waren, während das übrige Gewebe ganz verfault und von Pilzfäden durchwuchert war.

Von Molisch<sup>2</sup> wurde beobachtet, daß die Schließzellen gegen niedere Temperatur viel resistenter sind als andere Epidermiszellen. So hat er gefunden, daß die Schließzellen Temperaturen von —6° bis —7°, in einem Falle (*Nicotiana tabacum*) sogar bis —12° auszuhalten vermögen, ohne dabei getötet zu werden.

Kindermann<sup>3</sup> hatte auf Anregung von Molisch in seiner Arbeit diese Frage etwas eingehender erörtert und die Widerstandskraft der Schließzellen gegen verdünnte Säuren (0·05% Salzsäure, 0·05% Schwefelsäure, 0·05% Salpetersäure, 0·05% Essigsäure, 1% Oxalsäure), Ammoniak, schädliche Dämpfe (Alkohol, Chloroform, Äther), Leuchtgas, Aus-

<sup>1</sup> Leitgeb, l. c., p. 131.

<sup>2</sup> H. Molisch, Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena 1879, p. 30.

<sup>3</sup> V. Kindermann, Über auffallende Widerstandskraft der Schließzellen gegen schädliche Einflüsse. Wien 1902. Diese Sitzungsberichte, 111. Bd., Abt. I.

trocknung sowie gegen Sauerstoffentzug studiert. Es wurde von ihm in allen Fällen festgestellt, daß im Gegensatz zu anderen Blattzellen die Schließzellen größtenteils beim Leben blieben. Vielfach zeigten auch die Nebenzellen der Spaltöffnungsapparate eine größere Widerstandskraft.

Kindermann versucht diese Widerstandsfähigkeit der Schließzellen und der Nebenzellen zu erklären und äußert sich folgendermaßen über diese Frage:

„Zur Erklärung dieser Tatsache kann man zwei Annahmen machen. Entweder liegt die Ursache der größeren Widerstandskraft der Schließzellen in der Membran oder es ist die Beschaffenheit des Plasmas eine andere als bei den übrigen Zellen.“<sup>1</sup>

Indem der Verfasser ganz richtig die erste Ursache verwirft, kommt er zu der Folgerung, daß die Widerstandskraft der Schließzellen ihren Grund in der eigentümlichen Beschaffenheit des Plasmas hat.

Ein analoger Fall, wo die Nebenzellen eine größere Widerstandskraft wie die anderen Epidermiszellen aufweisen, wurde von Kluyver<sup>2</sup> an den Blättern von *Aucuba japonica* beobachtet. Während andere Epidermiszellen durch das ultraviolette Licht getötet werden, bleiben die Schließzellen sowie die Nebenzellen unversehrt.

Das wären die Literaturangaben, welche wenigstens indirekt im Zusammenhang mit meinem Thema stehen. Andere Arbeiten, insofern sie mein Thema berühren, werden weiter unten zitiert.

Es erübrigt mir noch die angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Hans Molisch für die Zuweisung des Themas sowie für die mannigfache Unterstützung bei der Arbeit meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen. Herrn Prof. Dr. Richter, Herrn Assistenten Gicklhorn muß ich für das rege Interesse gleichfalls danken.

---

<sup>1</sup> V. Kindermann, l. c., p. 18.

<sup>2</sup> A. J. Kluyver, Beobachtungen über die Einwirkung von ultravioletten Strahlen auf höhere Pflanzen. Wien 1911. Diese Sitzungsberichte, 120. Bd., Abt. I.

## II. Eigene Untersuchungen.

Was den Plan der Untersuchungen anbelangt, so gliedern sie sich den Befunden gemäß in vier Abschnitte, nämlich die Verbreitung, das Vorkommen und die physiologische Bedeutung 1. der Gerbstoffe, 2. des Anthokyans, 3. des Öles, 4. der anderen Substanzen in ihren Beziehungen zum Spaltöffnungsapparat. Die Arbeit ist als eine mikrochemisch-anatomische gedacht, von zu weitgehenden physiologischen Erwägungen habe ich mich möglichst ferngehalten. Die physiologische Seite der Frage ist wichtig genug und, meiner Meinung nach, genug schwer zu lösen, so daß in dieser Richtung neue Untersuchungen eingreifen müssen.

### 1. Das Vorkommen und die Verteilung von Gerbstoffen.

#### *Philodendron cuspidatum.*

Wir beginnen mit der Pflanze, welche schon früher erwähnt wurde. Außer der genannten Reaktion mit Osmiumsäure, bei welcher die Nebenzellen schön blau werden, ließ ich auf die Oberflächenschnitte von der Unterseite des Blattes folgende Reagenzien einwirken:

Eisenchlorid. Die Schnitte wurden in  $\text{FeCl}_3$  übertragen und dann erwärmt. Es bildete sich in den Nebenzellen sowie in manchen Polzellen ein gelber bis brauner Niederschlag. Auf andere Zellen sowie Epidermis-, wie auch Mesophyllzellen war gar keine Einwirkung zu sehen.

Eisensulfat. Die Schnitte wurden längere Zeit in frisch bereiteter Lösung von Eisensulfat belassen. In den Nebenzellen bildete sich ein schmutzigblauer Niederschlag.

Kaliumbichromat. In den Nebenzellen ein kastanienbrauner Niederschlag. Die Reaktion kommt nur an den dünneren Stellen des Schnittes in kürzester Zeit zustande. Wenn man aber den Schnitt bis zum Kochen erwärmt, bekommt man momentan einen sehr schönen, in den Nebenzellen aller Spaltöffnungen auftretenden, kastanienbraunen Niederschlag (Taf. I. Abb. 2). In manchen Nebenzellen fällt ein sehr starker Niederschlag aus und dann erscheinen sie beinahe vollständig dunkel. Auch wenn man zum Präparat einige Tropfen Essigsäure zusetzt, bekommt man gleich eine schöne Reaktion.



Salzsäure. Nach Zusatz von  $\text{HCl}$  lösen sich die leicht rosa gefärbten Kugeln auf, der Inhalt der Nebenzellen kontrahiert sich momentan, in der Zelle tritt ein gerüstartiger, gelb gefärbter Niederschlag auf. Dasselbe in manchen Polzellen. Keine auffallende Einwirkung auf andere Epidermiszellen.

Salpetersäure. Der Inhalt der Nebenzellen nimmt eine körnchenartige Struktur an und färbt sich dabei gelb bis orange. Dasselbe in manchen Polzellen. Keine auffallende Einwirkung auf andere Epidermiszellen.

Schwefelsäure. In den Nebenzellen ein gerüstartiger, schwach gelber Niederschlag.

$19_0$  Chromsäure. Nach einer kurzen Einwirkung ein dichter, kastanienbrauner Niederschlag in den Nebenzellen.

Pikrinsäure. Keine Einwirkung auf die Nebenzellen.

Eisessig. Ebenfalls keine Einwirkung auf die Nebenzellen.

Kalilauge. In den Nebenzellen bildet sich ein sehr feinkörniger, blaß-rosenroter Niederschlag. Dasselbe in beinahe allen Polzellen sowie in den an die Nebenzellen anschließenden Epidermiszellen. Die Reaktion ist in den Nebenzellen am stärksten, in den anderen Zellen tritt sie erst später ein, nachdem nämlich durch Tötung und starke Quellung der Nebenzellen der Gerbstoff aus diesen Zellen in andere übertritt. In anderen Epidermiszellen keine Spur von der Reaktion, so daß die Spaltöffnungen mit sechs herumliegenden Zellen als schöne, rosenrote Inseln zwischen den anderen farblosen Zellen erscheinen.

Natronlauge. Die Nebenzellen werden anfangs schwach rosenrot, später, nach längerer Einwirkung, sehr schön pfirsichrot.

Silbernitrat. Die Nebenzellen werden nach längerer Einwirkung ziegelrot. Diese Reaktion tritt auch (ähnlich wie bei der Einwirkung von

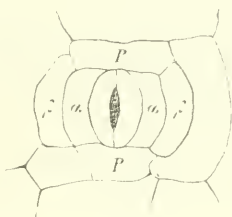


Fig. 1.

Kalilauge) in den herumliegenden Epidermiszellen auf, und zwar in den Polzellen und in den an die Nebenzellen anschließenden Epidermiszellen =  $\beta$ -Nebenzellen.<sup>1</sup> Die Reaktion ist aber in den anderen Zellen viel schwächer

<sup>1</sup> Um eine einheitliche Terminologie einzuführen, werde ich mich bei allen Spaltöffnungsapparaten, die ähnlich wie bei *Philodendron* gebaut sind, folgender Ausdrücke bedienen: Diese Zellen, welche bis jetzt in der Literatur

als in den Nebenzellen, wo sie in schönen, orange bis ziegelroten Farbtönen zum Vorschein kommt.

Millon'sches Reagens. Nach dem Zusetzen von Reagens werden die rosa Kugeln zerstört, der Inhalt der Nebenzellen wird von einem körnchen- und stäbchenartigen Niederschlage ausgefüllt, der zuerst eine gelbe Färbung aufweist, später sich aber mehr und mehr verdichtet und braun wird.

Methylgrünessigsäure. Von den Nebenzellen wird der Farbstoff so stark gespeichert, daß sie vollständig grün werden, während andere Epidermiszellen ganz oder fast ganz farblos bleiben.

Aus allen oben angeführten Versuchen geht unzweideutig hervor, daß wir es hier mit der Lokalisation von Gerbstoff zu tun haben. Eisensulfat, Eisenchlorid, Kaliumbichromat, Chromsäure, Osmiumsäure sind ja bekanntlich beste Reagenzien auf Gerbstoffe.<sup>1</sup> Auch die schöne, pfirsichrote Reaktion, welche ich mit der Kalilauge und Natronlauge erzielt habe, deutet auf Begleitstoffe des Gerbstoffes hin und wurde zum ersten Male von Molisch<sup>2</sup> in dem Milchsafte der Gattungen *Musa*, *Scorzonera*, *Alocasia* gefunden. Über die Körper, welche diese Reaktion geben, äußert sich Molisch folgendermaßen: »Welcher Art der oder die Körper sind, welche diese auffallende Farbenreaktion hervorrufen, läßt sich vorläufig nicht sagen. Der Umstand, daß sie mit den Gerbstoffen sowohl in den Milchröhren als außerhalb derselben, und zwar auch bei nicht milchenden Pflanzen, wie ich mich überzeugt habe, mit Gerbstoffen so häufig vermengt vorkommen, legt den Gedanken nahe, daß sie zu den Gerbstoffen in irgend einer Beziehung stehen könnten und ihr eigentümliches Verhalten zur Kalilauge erinnert einigermaßen an Chinone.«

Die Gruppe der Gerbstoffe ist noch bis jetzt nicht genau chemisch präzisiert und erforscht, um so weniger mikro-

---

»Nebenzellen« genannt wurden, bezeichne ich als  $\alpha$ -Nebenzellen oder kurzweg auch Nebenzellen. Die Zellen, welche mit ihrer Längsseite an die  $\alpha$ -Nebenzellen grenzen =  $\beta$ -Nebenzellen, und die Zellen, welche an der Polseite der Schließzellen liegen = Polzellen (Fig. 1).

<sup>1</sup> H. Molisch. Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913, p. 155 bis 159. Über den Begriff »Gerbstoff« vgl. auch dieses Buch, p. 154.

<sup>2</sup> H. Molisch, Studien über den Milchsafte und Schleimsafte der Pflanzen. Jena 1901, p. 69.



chemisch, und darum können wir zu keinen genaueren Angaben über die chemische Identität mit den schon bekannten Gerbstoffen gelangen.

*Philodendron asperatum.*

Der Spaltöffnungsapparat ist im Prinzip ebenso wie bei *Ph. cuspidatum* gebaut. Wenn wir einen Schnitt von der Unterseite des Blattes mit Kaliumbichromat behandeln und nachher erwärmen, bekommen wir ein höchst merkwürdiges Bild. Auf  $\alpha$ -Nebenzellen ist in keinem einzigen Fall eine Einwirkung des Reagens zu sehen, dagegen zeigen  $\beta$ -Nebenzellen sowie die Polzellen eine schöne kastanienbraune Färbung (Taf. I, Abb. 1). Dadurch, daß der Spaltöffnungsapparat etwas unregelmäßiger (wie bei *Ph. cuspidatum*) gebaut ist, ferner dadurch, daß die Verteilung der Gerbstoffe nicht so regelmäßig vor sich geht, ergeben sich verschiedene, mögliche Kombinationen der Lokalisation des Gerbstoffes. Eine Erscheinung, welche speziell bei regelmäßiger gebauten Spaltöffnungsapparaten vorkommt, ist, daß beide  $\beta$ -Nebenzellen Gerbstoffe enthalten. Es können aber die Zellen eine Reaktion auch in folgenden Kombinationen aufweisen: beide  $\beta$ -Nebenzellen und eine Polzelle, beide Polzellen, eine  $\beta$ -Nebenzelle und eine Polzelle, eine Polzelle allein, eine  $\beta$ -Nebenzelle allein.

Wenn die Polzelle oder die  $\beta$ -Nebenzelle geteilt sind, dann tritt die Braunfärbung nur in der einen der geteilten Zellen auf. Aus der unten angeführten Tabelle ergibt sich eine Übersicht über das Auftreten der einzelnen Kombinationen.

Von 65 Spaltöffnungen zeigten die Reaktion:

	Spaltöffnungs- apparaten
Beide $\beta$ -Nebenzellen .....	bei 5
beide Polzellen.....	10
eine ganze Polzelle und $\frac{1}{2}$ <sup>1</sup> der anderen Polzelle..	1
eine Polzelle und eine $\beta$ -Nebenzelle.....	5
eine $\beta$ -Nebenzelle und $\frac{1}{2}$ <sup>1</sup> Polzelle .....	2

<sup>1</sup> Die Zelle, welche aus der Teilung der Polzelle entsteht.

	Spaltöffnungs- apparaten
nur eine $\beta$ -Nebenzelle.....	bei 10
nur eine Polzelle.....	» 21
$\frac{1}{2}$ <sup>1</sup> Polzelle .....	» 8
keine Reaktion wiesen auf .....	3

Aus der Tabelle geht hervor, daß die Gerbstoffe gewöhnlich in den Polzellen lokalisiert sind. Auch die Mesophyllzellen, welche unmittelbar unter der Epidermis liegen und die Atemhöhle umgrenzen, enthalten den Gerbstoff. Andere Epidermiszellen zeigen in der Regel keine Reaktion.

Um beiläufig zu eruieren, ob dieser Gerbstoff mit dem des *Ph. cuspidatum* identisch, verwandt oder verschieden ist, ließ ich auf die Schnitte folgende Reagenzien einwirken:

Eisensulfat: schmutzig blauer Niederschlag.

Eisenchlorid: gelber bis brauner Niederschlag.

Salzsäure: ein sehr feinkörniger, schmutzig gelber bis schwach brauner Niederschlag.

Salpetersäure: gelber, feinkörniger Niederschlag. Besonders prompt tritt die Reaktion in den Mesophyllzellen ein, welche vollständig kastanienbraun werden.

Schwefelsäure: bei stärkerer Vergrößerung fast farbloser, bei schwacher grauer, gerüstartiger, körniger Niederschlag.

Chromsäure: kastanienbrauner Niederschlag, in den Pol- sowie  $\beta$ -Nebenzellen mehr körnig, in den Mesophyllzellen mehr kompakt und dunkler gefärbt. Aus dieser sowie aus zwei anderen Reaktionen (KOH, HNO<sub>3</sub>) geht hervor, daß die Gerbstoffe in den Mesophyllzellen in größerer Menge lokalisiert sind als in den  $\beta$ -Neben- und Polzellen.

Natronlauge: gelber bis schwach orangeroter Niederschlag. In den Mesophyllzellen fällt die Reaktion stärker aus.

Kalilauge: Reaktion wie bei NaOH.

Ammoniak: Reaktion wie bei NaOH.

Aus allen oben angeführten Reaktionen geht unzweideutig hervor, daß wir bei *Ph. asperatum* demselben Gerbstoff begegnen wie bei *Ph. cuspidatum*.

### *Philodendron* sp.

Die Verteilung der Gerbstoffe im Spaltöffnungskomplex ist bei dieser Pflanze dieselbe wie bei *Ph. cuspidatum*. Nach

<sup>1</sup> Die Zelle, welche aus der Teilung der Polzelle entsteht.

Einwirkung von Kaliumbichromat zeigen alle  $\alpha$ -Nebenzellen eine schöne, schwach kastanienbraune Färbung. Die Reaktion ist hier aber bedeutend schwächer wie bei *Ph. cuspidatum*, auch wird der Gerbstoff in den Polzellen nie gebildet. Dies alles deutet auf eine kleinere Menge dieses Stoffes hin. Andere Reagenzien (Osmiumsäure, 1% Chromsäure,  $\text{FeCl}_3$ , NaOH) zeigen dieselbe Einwirkung wie bei *Ph. cuspidatum*.

#### *Philodendron Ghiesbreghtii.*

Der Gerbstoff kommt in den Mesophyllzellen vor, welche die Atemhöhle begrenzen. Der Zusammenhang zwischen der Aufstapelung des Gerbstoffes und den Spaltöffnungen ist nicht zu leugnen. In den Epidermiszellen kein Gerbstoff.

#### Andere *Philodendron*-Arten.

Von der Gattung *Philodendron* habe ich noch vier Arten untersucht, und zwar: *Ph. subovatum*, *Ph. pedatum*, *Ph. eximium*, *Ph. crassinervium*. Es wurden keine Gerbstoffe in den Epidermiszellen gefunden, die Mesophyllzellen zeigten dafür öfters eine Ansammlung der Gerbstoffe, doch war der Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von Gerbstoff und den Spaltöffnungen nicht zu sehen.

#### *Anthurium imperiale.*

Hier finden sich die Gerbstoffidioblasten in einer ähnlichen Verteilung wie bei *Ph. asperatum*. Es kommt aber viel öfters wie bei *Ph. asperatum* vor, daß in der Nähe der Spaltöffnungen keine Gerbstoffe vorkommen. So war auf 20 Spaltöffnungen bei 8 kein Gerbstoff in ihrer Nähe zu finden. Es ist also klar, daß bei *A. imperiale* die Speicherung des Gerbstoffes in der Nähe der Spaltöffnungen viel schwächer ist als wie bei *Ph. asperatum*. Die Mesophyllzellen, welche an die Atemhöhle grenzen, enthalten auch bei *A. imperiale* den Gerbstoff.

Von anderen Aroideen wurden noch untersucht: *Anthurium grandifolium*, *Monstera dilacerata*, *Rhaphidophora decursiva*, *Pothos celatocaulis*, *Arum* sp. Es wurde aber bei diesen Arten für mein Thema nichts Beachtenswertes gefunden.

*Sempervivum*-Arten.

Als in gewisser Beziehung günstige Objekte zum Studium des Zusammenhanges zwischen der Lokalisation des Gerbstoffes und den Spaltöffnungen haben sich Vertreter der Familie der Crassulaceen herausgestellt. Ausgezeichnete Durchsichtigkeit der Epidermis bei diesen Arten, sowie die Möglichkeit der Verfolgung aller Entwicklungsstadien des Spaltöffnungsapparates waren für die Untersuchungen von großem Vorteil. Die Verteilung der Gerbstoffidioblasten in der Nähe der Spaltöffnungen ist dagegen nicht mit so großer Regelmäßigkeit durchgeführt wie bei *Philodendron*-Arten.

Um Verwechslungen zu vermeiden, werde ich mich in den anschließenden Ausführungen folgender Terminologie bedienen.

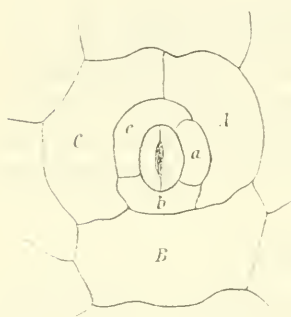


Fig. 2.

Die jüngste Nebenzelle, welche aus der vorletzten Teilung des Spaltöffnungsapparates hervorgeht und gewöhnlich eine Zellwand mit der Schließzelle gemeinsam hat, sowie in der Regel die kleinste der Nebenzellen ist, wird als *a*-Nebenzelle bezeichnet (Fig. 2). Die zwei anderen Nebenzellen werden in der dem Uhrzeiger entgegengesetzten Richtung mit den Buchstaben *b* und *c* belegt. Die

um die Nebenzellen herumliegenden Epidermiszellen werden analog mit großen Buchstaben bezeichnet: *A* = die an die *a*-Nebenzelle grenzende Epidermiszelle usw. in gleicher Richtung.

*Sempervivum Funkii*.

Wenn wir einen Oberflächenschnitt von *S. Funkii* mit Kaliumbichromat behandeln und dann gelinde erwärmen, so bekommen wir ein Bild, welches im ersten Moment schwer zu beschreiben und zu erklären ist (Taf. I, Abb. 3). Wir erhalten ein zierliches Maschenwerk von braunen Epidermiszellen und in der Mitte jeder Masche liegen die Schließzellen

direkt von farblosen Zellen umgeben. Es geben nämlich in der Regel alle drei, zwei, manchmal auch nur eine der *ABC*-Zellen keine Gerbstoffreaktion. Von den Nebenzellen weist die *a*-Nebenzelle in der Regel eine starke Gerbstoffreaktion auf, während andere Nebenzellen gerbstofffrei bleiben. Das ist der häufigste Fall. Es kommt aber manchmal auch vor, daß nicht die *a*-Nebenzelle, sondern die *b*- oder *c*-Nebenzelle den Gerbstoff enthalten, und sehr selten wurde auch der Gerbstoffgehalt in zwei Nebenzellen gleichzeitig beobachtet. Wenn wir von Ausnahmen absehen, ergibt sich als allgemeines Resultat, daß in der Regel die Epidermiszellen gerbstoffhaltig, die *ABC*-Zellen gerbstofffrei, die *a*-Nebenzelle gerbstoffhaltig sind.

Wenn wir die Entwicklung des Spaltöffnungsapparates in Erwägung ziehen, dann werden wir zu folgendem Gedanken-gang genötigt. Es ist bekannt,<sup>1</sup> daß bei Crassulaceen der endgültigen Teilung der »Spezialmutterzelle« in zwei Schließzellen 5 bis 8 Teilungen vorausgehen, die in drei Richtungen spiralförmig verlaufen. Als erste Produkte bei dieser Teilung entstehen unsere *ABC*-Zellen, später die drei *abc*-Nebenzellen. Folglich: aus einer Epidermiszelle, welche in der Regel den Gerbstoff enthält, entstehen *ABC*-Zellen, welche keinen Gerbstoff enthalten, bei weiterer Teilung entsteht die *a*-Nebenzelle, welche wieder den Gerbstoff enthält. Im Laufe der Entwicklung des Spaltöffnungsapparates sehen wir also einen zweifachen Wechsel im Chemismus der in Teilung begriffenen Zellen. Nun versuchen wir, diese Erwägung durch Beispiele zu stützen.

Was die Urmutterzelle, aus welcher *ABC*-Zellen entstehen, anlangt, so scheint es, daß die zur Teilung bestimmten Epidermiszellen keine Gerbstoffe enthalten oder schon während der ersten Teilung in zwei Zellen den Gerbstoff verlieren. Dementsprechend habe ich besonders in den älteren Blättern zwischen den gerbstoffhaltigen Epidermiszellen gerbstofflose Zellen gefunden, welche den Bau der

---

<sup>1</sup> E. Strasburger, Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. 1866—1867. Pringsheim's Jahrbücher, Bd. V.

Urmutterzelle aufwiesen. Bezüglich der *a*-Nebenzelle zeigte es sich, daß ganz junge Spaltöffnungsapparate — deren Spezialmutterzelle in die Schließzellen noch nicht geteilt war — in der *a*-Nebenzelle keine Gerbstoffe enthielten. Der Gerbstoff wird also in dieser Zelle erst nach der Teilung der Spezialmutterzelle in zwei Schließzellen gebildet. Aus diesem Vorgang ersieht man, daß die Aufstapelung des Gerbstoffes in *a*-Nebenzellen im engen Zusammenhang mit der Bildung der Schließzellen steht, daß sie somit in der Funktion des Porenapparates irgendwelche Bedeutung haben muß.

Es soll hier nicht unerwähnt bleiben, daß bei *S. Funkii* zweierlei Arten von Gerbstoffen vorkommen. Die Gerbstoffe, welche sich in der Epidermis befinden, werden mit Eisenchlorid grün, mit Kaliumbichromat kastanienbraun, mit Natronlauge gelbbraun. Unter der Epidermis kommen wieder große Gerbstoffidioblasten vor, welche mit Eisenchlorid blau werden, mit Kaliumbichromat dunkelkastanienbraun, mit Natronlauge zuerst schmutzig blau, dann schön indigoblau, dann violett und endlich rötlichbraun. Nach längerem Behandeln mit Natronlauge wird die Reaktion der beiden Gerbstoffe ganz ähnlich, nur in der Stärke besteht ein Unterschied.

### *Sempervivum Talari*.<sup>1</sup>

Ein junges Blatt. In der Epidermis kommen Gerbstoffe seltener vor. In manchen Spaltöffnungsapparaten tritt der Gerbstoff in *a*-Nebenzellen auf.

### *Sempervivum Zelebori*.

Junges Blatt. Gerbstoffe befinden sich nicht besonders häufig in den Epidermiszellen sowie in den großen Idioblasten im Mesophyll. Vorkommen von Gerbstoff in *abc*-Nebenzellen, häufig auch in *ABC*-Zellen (dann zeigen die *abc*-Nebenzellen gewöhnlich keinen Gerbstoffgehalt). Der Zusammenhang zwischen dem Auftreten von Gerbstoff und den Spaltöffnungen an manchen Stellen des Schnittes ganz auffallend.

<sup>1</sup> Im Index Kewensis nicht aufgezählt. Der Name nach der Etikette des Objektes im Botanischen Garten in Wien.



*Sempervivum Pomelii.*

Junges Blatt. Der Gerbstoff kommt in gewöhnlichen Epidermiszellen seltener vor, viel häufiger dagegen in *abc*-Nebenzellen (und zwar in allen drei, in zwei oder nur in einer) sowie hie und da auch in *ABC*-Zellen. Da in anderen Epidermiszellen Gerbstoffe viel seltener vorkommen, liegt der Zusammenhang zwischen den Spaltöffnungen und dem Auftreten von Gerbstoff sehr klar zutage. In älteren Blättern tritt der Gerbstoff auch in anderen Epidermiszellen massenhaft auf und demzufolge wird der obengenannte Zusammenhang stark verwischt.

Andere *Crassulaceae*.

*Sempervivum styriacum*, *murale*,<sup>1</sup> *Verloti*, *lectorum* zeigen ein mehr oder weniger den obenangeführten Verhältnissen ähnliches Bild. *Echeveria Scheideckeri*, *E. glauca*, *Crassula* sp. zeigen nichts von dem früher angegebenen Verhalten in der Verteilung der Gerbstoffe.

*Polygonum sachalinense*.

Diese Pflanze, die so interessante Beziehungen zwischen dem Anthokyan und den Spaltöffnungen auf dem Stengel aufweist (wovon die Rede im nächsten Kapitel sein wird), stellt auch ein ausgezeichnetes Objekt zum Studium der Beziehungen des Gerbstoffes zu den Spaltöffnungen dar. Wenn man zum Oberflächenschnitt aus dem Blatte dieser Pflanze ein paar Tropfen Kaliumbichromat zusetzt und dann gelinde erwärmt, bekommt man gleich in 1, 2, 3 Zellen in unmittelbarer Nähe von den Spaltöffnungen einen sehr schönen, braunen Niederschlag (Taf. II, Abb. 1). Sogar mit Kaliumbichromat allein, ohne Zusatz von Säuren und ohne das Präparat zu erwärmen, bekommt man in den obengenannten Zellen einen deutlichen körnigen Niederschlag und das weist darauf hin, daß die Gerbstoffmenge in diesen Zellen beträchtlich sein muß. Auch in anderen Epidermiszellen bildet sich ein Niederschlag, der aber unvergleichlich schwächer ist als in der Nähe der Spaltöffnungen. Die Schließzellen sind gerbstofffrei.

<sup>1</sup> Siehe Notiz bei *Sempervivum Tataric*!

Nach Einwirkung von Eisenchlorid bildet sich ein brauner Niederschlag, auf Einwirkung von Kalilauge ein rosenroter.

*Polygonum Sieboldii.*

Nach Zusatz von Kaliumbichromat ohne Erwärmen entsteht in der Nähe der Spaltöffnungen ein ganz ähnlicher Niederschlag wie bei *P. sachalinense*. Die Reaktion tritt sehr schnell ein.

*Polygonum salignum.*

Diese Pflanze stellt ein interessantes Objekt dar, und zwar aus dem Grunde, weil in der Epidermis, auf bestimmte Zellen verteilt, zwei Stoffe vorkommen, von welchen der eine ganz sicher ein Gerbstoff ist, während der andere mit den Gerbstoffen manche Reaktionen gemeinsam hat.

Nach Zusatz von Kaliumbichromat entsteht in den Schließzellen ein zitronengelber Niederschlag (Taf. I, Fig. 4). Bei manchen Spaltöffnungen tritt ein Niederschlag von derselben Farbe auch in den Nebenzellen ein. In den Epidermiszellen bildet sich dagegen ein kastanienbrauner Niederschlag, welcher bei manchen Spaltöffnungen viel stärker konzentriert ist. Nach Einwirkung von Kalilauge entsteht in den Schließzellen keine Reaktion, andere Epidermiszellen färben sich momentan zitronengelb, in der Nähe der Spaltöffnungen fällt ein konzentrierter, körnig-brauner Niederschlag. Nach Einwirkung von frisch bereitetem Eisensulfat kommt in den Epidermiszellen eine schwach violette Färbung zustande. In der Nähe von Spaltöffnungen ist die Reaktion viel stärker und es bildet sich nicht selten an diesen Stellen ein schmutzig violetter Niederschlag. Eisensulfat verursacht keine Veränderung in den Schließzellen.

Salzsäure: Alle Schließzellen werden schön zitronengelb. In anderen Epidermiszellen kommt ein grünlich-brauner Niederschlag zum Vorschein.

Natriumwolframat: Der Inhalt der Schließzellen sowie mancher Nebenzellen wird glasig, kompakt, zitronengelb gefärbt. In den Epidermiszellen ein grobkörniger, schwach zitronengelber Niederschlag, welcher in der Nähe der Spaltöffnungen öfters kompakter erscheint.

Wir haben es also hier mit zwei Substanzen zu tun: die eine von ihnen kommt in den Schließzellen und in manchen Nebenzellen vor, färbt sich mit Kaliumbichromat, Salzsäure, Natriumwolframat zitronengelb, reagiert nicht mit Natronlauge und Eisensulfat. Die andere Substanz, sicher ein Gerbstoff, befindet sich in den Epidermiszellen und weist in der Nähe der Spaltöffnungen eine größere Konzentration auf. Nach Einwirkung von Kaliumbichromat bildet diese Substanz einen

braunen Niederschlag, nach Einwirkung von Eisensulfat einen schmutzig violetten, nach Einwirkung von Natronlauge einen gelben bis braunen. Mit Salzsäure fällt ein grünlich-brauner, mit Natriumwolframat ein zitronengelber Niederschlag aus. Mit Hilfe der oben angeführten Reaktionen tritt also der Unterschied zwischen beiden Substanzen sehr scharf hervor.

#### Andere *Polygonaceae*.

*Rheum officinale*. In der Epidermis der Unterseite des Blattes findet sich kein Gerbstoff vor. In der Epidermis der Blattoberseite kommt dagegen der Gerbstoff in den Schließzellen und in 1, 2 oder 3 Zellen in der Nähe der Spaltöffnung vor (Taf. II, Abb. 2). Andere Epidermiszellen enthalten keinen Gerbstoff. Von den um die Spaltöffnung liegenden Zellen ist es besonders eine, welche in der Regel Gerbstoff enthält — es ist die kleinste von diesen Zellen, hat eine gemeinsame Wand mit einer Schließzelle und entsteht bei der vorletzten Teilung der jungen Spaltöffnung. Sie entspricht also der  $\alpha$ -Nebenzelle bei *Scempervivum* und enthält auch, wie diese, den Gerbstoff.

Mit Kaliumbichromat entsteht in den Schließzellen und in den an die Spaltöffnung anschließenden Zellen ein kastanienbrauner Niederschlag (Taf. II, Abb. 2). Andere Reaktionen bestätigen vollständig, daß es sich hier um Gerbstoffe handelt. Es wäre noch zu erwähnen, daß die Schließzellen sowie manche angrenzende Epidermiszellen — in der Regel die genannte Nebenzelle — im intakten Zustande durch einen viel lichterem und anscheinend viel kompakteren Inhalt sich auszeichnen (also ähnlich wie bei *Philodendron cuspidatum*).

Bei *Polygonum divaricatum*, *P. amplexicaule*, *P. bistortoides*, *Rumex ucrainicus*, *Oxyria digyna* tritt der Zusammenhang zwischen den Spaltöffnungen und der Lokalisation der Gerbstoffe mehr oder weniger klar hervor. Bei *Polygonum virginianum*, *Oxyria digyna*, *Rumex rupestris* befinden sich Gerbstoffe in den Schließzellen.

#### *Tolmicea Menziesii*.

Schon nach der Einwirkung des Kaliumbichromats ohne Erwärmen und ohne Zusatz von Säuren bildet sich in den an die Spaltöffnung anschließenden Epidermiszellen dieser Saxifragee ein feinkörniger, kastanienbrauner Nieder-

schlag, welcher die Zellen kompakt ausfüllt (Taf. II, Abb. 3). Der Zusammenhang zwischen den Spaltöffnungen und dem Vorkommen von Gerbstoffen ist nicht zu leugnen. Mit Kalilauge behandelt, werden die genannten Zellen zuerst schwach violett, dann malvenrot.  $\text{FeSO}_4$  ruft einen violetten, Natriumwolframat einen kompakten, zitronengelben Niederschlag hervor.

Mit diesem Beispiel schließe ich den Abschnitt von den Gerbstoffen. Aus oben angeführten Tatsachen geht hervor, daß eine ähnliche Erscheinung wie bei *Ph. cuspidatum* im Bereiche der Aroideen, Crassulaceen und Polygonaceen verbreitet ist und es ist ganz gut möglich, daß die zukünftigen Forschungen diese Reihe von Beispielen vermehren werden.

## 2. Anthokyan.

Den chemischen Zusammenhang zwischen Gerbstoff und Anthokyan hat schon der ältere Forscher A. Wigand<sup>1</sup> vermutet und seine Vermutung wurde durch neuere Untersuchungen von Grafe, Wheldale, Ichimura, Palladin vollständig bestätigt.<sup>2</sup> Wenn nun die beiden Substanzen chemisch so nahe verwandt sind, wenn der Gerbstoff oft als Muttersubstanz des Anthokyans in der Pflanze betrachtet werden muß, dann war die Vermutung, ob sich die beiden Stoffe nicht gegenseitig vertreten könnten, ganz berechtigt.

Was die von mir in dieser Arbeit aufgeworfene Frage anbetrifft, so hat es sich ganz unzweideutig herausgestellt, daß sich die beiden Stoffe in der Nähe von Spaltöffnungen vertreten können, ja es wurden sogar an manchen Objekten ganz deutliche Übergänge von Gerbstoff zum Anthokyan aufgefunden. Ich beginne nun mit einer Reihe von Beispielen über das Vorkommen von Anthokyan in der Nähe der Spaltöffnungen.

### *Sedum acre.*

Schon makroskopisch kann man auf den älteren Blättern eine feine, rote Punktierung bemerken. Wenn man den Schnitt

<sup>1</sup> A. Wigand, Einige Sätze über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffes und der Pflanzenfarbe. 1862. Botan. Zeitg., Bd. XX, p. 123.

<sup>2</sup> V. Grafe, Studien über das Anthokyan. Drei Mitteilungen. Diese Sitzungsberichte, 120. Bd., Abt. I, p. 36. Wien 1911.

von einem solchen Blatt der mikroskopischen Beobachtung unterzieht, so stellt sich heraus, daß diese Punktierung vom Anthokyan herrührt, welches hier fast ausschließlich in der Zelle  $A^1$  auftritt. Nur sehr selten ist das Anthokyan in der  $B$ - und  $C$ -Zelle sowie in den Nebenzellen zu sehen.

### *Sedum album.*

Die Pflanzenexemplare, welche von mir untersucht wurden, stammten von einem stark insolierten Ort und darum war die Ausbildung des Anthokyans im Blatte sehr reichlich und man konnte schon mit freiem Auge auf der Ober- und Unterseite des Blattes eine rote Punktierung sehen. Bei mikroskopischer Beobachtung stellte sich heraus, daß jede Spaltöffnung das Anthokyan in 1, 2 oder allen 3  $ABC$ -Zellen enthält. Gewöhnlich ist dies bei allen 3  $ABC$ -Zellen der Fall, viel seltener nur bei zweien oder nur bei einer (Taf. II, Abb. 4). Andere Epidermiszellen, ebenso wie die  $abc$ -Nebenzellen, enthalten keine Spur von Anthokyan. In einem Schnitt, welcher von einem ganz jungen Blatt herrührte, waren es auch einige an die  $ABC$ -Zellen direkt anschließende Epidermiszellen, welche Anthokyan enthielten. Wir haben hier also einen Übergang zu den später zu besprechenden Anthokyanflecken und Anthokyanringen. Nicht alle Blattpartien enthalten das Anthokyan — besonders bei jüngeren Blättern kommt es nur an der Basis und an der Spitze des Blattes vor — und da zeigt es die oben angegebene Verteilung. Was die Bildung des Anthokyans anbelangt, so entsteht es gewöhnlich bei der ersten Teilung der Urmutterzelle, d. h. bei der Bildung von  $ABC$ -Zellen. Die Urmutterzelle zweiter Ordnung, aus welcher die  $abc$ -Nebenzellen sowie die Spezialmutterzelle hervorgehen, bleibt anthokyanlos. An einem Schnitt findet man gewöhnlich sehr schön alle Übergänge nebeneinander. In diesen Partien des Blattes, wo auch die an die Spaltöffnung angrenzenden Epidermiszellen anthokyanhältig sind, geht die Bildung der

<sup>1</sup> Da bei *Sedum* der Spaltöffnungsapparat gerade so gebaut ist wie bei *Sempervivum*, wird auch hier die oben angeführte Terminologie (p. 458) gebraucht.

Spaltöffnung aus den anthokyanhaltigen Idioblasten hervor. Die Urmutterzelle erster Ordnung ist anthokyanhaltig, bei der Teilung entstehen die drei anthokyanhaltigen *ABC*-Zellen sowie die anthokyanfreie Urmutterzelle zweiter Ordnung.

#### Andere *Sedum*-Arten.

Bei *S. boloniense* und *S. Sieboldii* befindet sich das Anthokyan in mehreren Zellen in der Nähe der Spaltöffnungen — die Anhäufung des Anthokyans nähert sich also dem Typus der Anthokyanflecke und Anthokyanringe, von welchen die Rede unten sein wird.

#### *Polygonum sachalinense*.

Ein sehr günstiges Objekt bezüglich des Vorkommens von Anthokyanflecken ist *P. sachalinense*, auf welche Pflanze mich Prof. Molisch aufmerksam machte. Die Zweige dieser Pflanze sind mit Anthokyanflecken dicht übersät. Aus der mikroskopischen Untersuchung stellte sich heraus, daß in der Mitte eines jeden Anthokyanfleckes je eine Spaltöffnung vorkommt, welche somit zu einem Bildungsherd des Anthokyans wird, während auf den nicht anthokyanhaltigen Stellen gar keine Spaltöffnungen zu beobachten sind. Die Flecke weisen keine regelmäßige Gestalt auf, sind in die Länge gestreckt, wobei ihre Längsachse zur Längsachse des Stengels und zur Zentralspalte der Spaltöffnungen parallel verläuft. Die Breite des Fleckes beträgt  $\pm 10$  Zellreihen, während seine Länge mehr weniger doppelt so groß ist.

Die Konzentration des Anthokyans ist in der Nähe der Spaltöffnungen am stärksten, je weiter von der Spaltöffnung, desto schwächer, bis der rote Farbenton am Ende ganz ausklingt und in farblose Zellen allmählich übergeht. Ähnliche Flecke befinden sich auch auf der Unterseite der Blattstiele. Der untere Teil des Blattstieles ist anthokyanhaltig und enthält das Anthokyan in allen Epidermiszellen, so daß hier der Zusammenhang zwischen dem Vorkommen von Anthokyan und den Spaltöffnungen nicht zum Vorschein kommt. Im oberen Teil der Unterseite des Blattstieles kommen aber



nur die genannten Flecke mit den Spaltöffnungen vor. Lokalisation des Anthokyans kommt hauptsächlich in der Epidermis zustande. Die Spaltöffnungen sind bei älteren Stengelteilen von farblosen Zellen umgeben, gewöhnlich von einer Reihe solcher Zellen. Wir haben hier also eine Annäherung an den Typus der Anthokyanringe.

Was die Zeit des Auftretens der Anthokyanflecke anbelangt, so scheint es, daß sie sehr bald nach der Anlage der Schließzellen entstehen, da ich bei einigen jungen Spaltöffnungen, die noch keine Zentralspalte aufwiesen, einen gut ausgebildeten Fleck sah. Bei jungen Spaltöffnungen enthält der erste Zellring um die Spaltöffnung herum eine viel beträchtlichere Anthokyanmenge wie die anderen Zellen.

*P. sachalinense* ist noch in dieser Beziehung bemerkenswert, daß, wie oben erwähnt (p. 461), in seinen Blättern in der Nähe von Spaltöffnungen Gerbstoffe lokalisiert vorkommen. Nach dem Gesagten dürfte also diesen beiden chemisch verwandten Substanzen dieselbe oder eine ähnliche Rolle zufallen.

### *Polygonum Sieboldii.*

Ein ganz identischer Typus mit *P. sachalinense*. Am Stengel kommen Anthokyanflecke vor, im Blatt werden Gerbstoffe in der Nähe der Spaltöffnungen aufgestapelt (p. 462). In den Anthokyanflecken ist die Konzentration des Anthokyans in unmittelbarer Nähe von Spaltöffnungen größer als etwas weiter davon.

### *Rheum officinale.*

Die Blattstiele sowie die Blütenstiele weisen gewöhnlich in ihren oberen Partien eine sehr feine, rote Punktierung auf. Die rote Färbung tritt gegen die Basis des Stieles hin immer mehr zum Vorschein, bis endlich im unteren Teil der ganze Stiel rot gefärbt erscheint. Aber auch in diesen Partien, welche ganz rot gefärbt sind, sieht man feine Pünktchen, die sich durch eine viel intensivere Färbung von der Umgebung abheben. Bei der mikroskopischen Beobachtung zeigte sich, daß ein jedes rotes Pünktchen eine Spaltöffnung in seiner

Mitte beherbergt (Taf. III, Abb. 2). Die Anthokyanflecke sind länglich, ihre Längsachse ist zur Zentralspalte parallel. Die intensivste Anthokyananhäufung kann man in unmittelbarer Nähe der Spaltöffnung beobachten. Manchmal sind 1, 2, 3 oder auch mehr um die Spaltöffnung herumliegende Zellen nicht anthokyanhältig und erst an diese grenzt eine Reihe stark anthokyanhältiger Zellen. In manchen Spaltöffnungsapparaten findet sich das Anthokyan auch in den Schließzellen. Dies ist eine sehr interessante Ausnahme, denn wie ich mich an vielen anthokyanhältigen Blüten überzeugen konnte, kommt das Anthokyan in den Schließzellen nie vor. Der Ausbildung der Anthokyanflecke geht gewöhnlich die Entstehung der Spaltöffnungen voraus, denn ich habe in einigen Fällen junge Spaltöffnungen ohne Anthokyan beobachten können. Doch scheint die Entstehung der Spaltöffnungen auch aus anthokyanhältigen Zellen möglich zu sein und das Auftreten solcher einzelnen anthokyanhältigen Zellen in der Epidermis sowie das Vorkommen anthokyanhältiger Schließzellen spricht sehr für die Möglichkeit dieser Entstehung.

Im jungen Stadium der Anthokyanflecke sind es gewöhnlich nur 1 bis 2 Zellen an der Längsseite der Spaltöffnung, welche Anthokyan enthalten (Taf. III, Abb. 1). Erst später dehnt sich allmählich der Anthokyangehalt auch auf andere Epidermiszellen aus.

In der Epidemis der Blattoberseite dieser Pflanze befinden sich Gerbstoffe in der Nähe der Spaltöffnungen (Taf. II, Abb. 2). Wir haben hier wieder mit einem Fall der gegenseitigen Vertretung der beiden Substanzen, ähnlich wie bei *P. sachalinense* und *P. Sieboldii* zu tun.

#### *Fraxinus* sp.

Auf dem Stengel kommen lange, bräunliche Flecke vor, die man makroskopisch für Lentizellen halten könnte. In Wirklichkeit handelt es sich aber um sehr große, höchstwahrscheinlich außer Funktion gesetzte Spaltöffnungen, die mitten in einem Anthokyanfleck liegen (Taf. III, Abb. 3). Während die anthokyanhältigen Zellen an die Seiten der Spaltöffnung direkt anschließen, enthalten einige an den Polseiten

der Spaltöffnung liegende Zellen kein Anthokyan. Die Länge der Anthokyanflecke ist  $\pm 3$ mal so groß wie ihre Breite — an jeder Seite der Spaltöffnung befinden sich  $\pm 5$  bis 7 Reihen anthokyanhaltiger Zellen. Junge Anthokyanflecke sind rund, ihre Anthokyanzellen grenzen unmittelbar an die Schließzellen. Ältere Flecke werden lang, bei den Spaltöffnungen entsteht eine Partie farbloser Zellen — Anthokyanflecke gehen hier in Anthokyanringe über. Das Anthokyan tritt in der Epidermis, aber auch in 3 bis 6 unter der Epidermis liegenden Zellreihen auf, wobei die größte Dicke der Anthokyanischeite am Rande der Anthokyanflecke erreicht wird. Diese Schichte verjüngt sich keilförmig gegen die Spaltöffnung zu. Das am stärksten konzentrierte Anthokyan befindet sich gleich bei den Spaltöffnungen, wie das sehr deutlich Taf. III, Abb. 3, zeigt. Die Anthokyanflecke gehen später in Lentizellen über.

### *Hydrangea hortensis.*

Diese Pflanze besitzt typische Anthokyanringe, welche bei anderen Pflanzen nur das Endstadium der Entwicklung der Anthokyanflecke darstellen. Auf das Vorkommen dieser kleinen, bräunlichroten Ringe im oberen Teile des Stengels der Pflanze wurde ich von Prof. Molisch aufmerksam gemacht. Die Ringe weisen eine runde oder ovale Form auf, ihre Länge ist höchstens 2mal so groß wie ihre Breite. Die Hauptmasse des Anthokyans befindet sich in der Zellschichte unmittelbar unter der Epidermis, in der Epidermis spärlich oder überhaupt gar nicht. In den tiefer liegenden Schichten kommen nur ausnahmsweise vereinzelt anthokyanhaltige Zellen vor. Die Breite des Ringes beträgt  $\pm 10$  Zellreihen. In der Mitte des Ringes befindet eine große anthokyanlose Partie, in welcher 1 bis 2 Spaltöffnungen von normaler Größe liegen. Diese Spaltöffnungen weisen verschiedene Richtungsorientierung der Zentralspalte auf und nehmen nicht immer die Mitte des Ringes ein. In einem Fall habe ich an der Seite eines Anthokyanstreifens eine ganz junge Spaltöffnung gesehen. In einem anderen Fall wurde eine Spaltöffnung in der Mitte zwischen zwei isolierten Anthokyanstreifen beobachtet. Diese beiden Beobachtungen legen die Vermutung nahe, daß bei

der Bildung der Ringe zuerst ein Anthokyanstreifen entsteht, an seiner Seite eine Spaltöffnung ausgebildet wird und dann erst durch allmähliche Ausbildung des Anthokyans an beiden Seiten der Spaltöffnung zur Bildung eines geschlossenen Ringes kommt.

Ich schließe damit die Reihe der Beispiele auf den Zusammenhang zwischen dem Auftreten von Anthokyan und den Spaltöffnungen ab. Verschiedene Verteilung, in welcher das Anthokyan in der Nähe der Spaltöffnungen auftritt, läßt sich ganz gut auf drei Grundtypen zurückführen: Anthokyanidioblasten, Anthokyanflecke und Anthokyanringe. Alle diese Typen sind, wie wir gesehen haben, durch zahlreiche Übergänge verbunden.

Wir haben gesehen, daß bei drei Pflanzen: *Polygonum sachalinense*, *P. Sieboldii* und *Rheum officinale*, in der Nähe der Spaltöffnungen je nach dem Organ der Gerbstoff oder aber das Anthokyan auftritt. Dieses beweist, daß die Funktion der beiden Stoffe, wenn nicht identisch, so doch wenigstens ähnlich sein dürfte. Ja in manchen Fällen stellte sich heraus, daß bei derselben Pflanze in demselben Organ in der Nähe der Spaltöffnungen einmal Gerbstoff und ein anderes Mal Anthokyan vorkam. Besonders instruktiv war die Beobachtung an einem Blatt von *Sedum polonicum*. In der Epidermis der Blattunterseite kommt hier in der Nähe der Spaltöffnungen der Gerbstoff vor und in der Epidermis der Blattoberseite das Anthokyan. Es ist wahrscheinlich, daß auf der Blattoberseite unter der Einwirkung der Belichtung aus den Gerbstoffen das Anthokyan gebildet wurde, was ja mit den bisherigen Erfahrungen übereinstimmt.

Nach neueren Beobachtungen spielt auch die Oxydation eine bedeutende Rolle bei der Entstehung der roten Pigmente. Grafe<sup>1</sup> äußert sich über diese Frage folgendermaßen: »Jedenfalls ist die Bildung von Anthokyan immer mit einer Oxydation verknüpft und dort, wo bei einem gewissen Reichtum an Atmungsmaterial die Oxydationsvorgänge beträchtlich sind.

---

<sup>1</sup> V. Grafe, l. c., p. 36.

geht auch immer reichliche Anthokyanbildung mit ihnen Hand in Hand, so bei jungen, wachsenden Keimlingen, bei Verwundung und Einfluß von Parasiten.« Zu diesen drei Fällen, in welchen die Anthokyanbildung infolge der Oxydation vor sich geht, muß man noch den vierten dazurechnen, nämlich die Entstehung des Anthokyans bei den Spaltöffnungen, wo für die Oxydation günstige Verhältnisse herrschen.

Während meiner Untersuchungen habe ich oft beobachten können, daß das Anthokyan an der Basis der Haare auftritt, z. B. bei *Echium vulgare*, *Begonia* sp. Ob die Anthokyanbildung in der Basis der Haare infolge der Oxydation vor sich geht, möchte ich dahingestellt sein lassen. Kurz hinweisen möchte ich noch auf die Angabe von Schwendener,<sup>1</sup> nach der auf den tertiären Gelenken von *Mimosa pudica* in den Nebenzellen der Spaltöffnungen Anthokyan enthalten ist.

### 3. Öl.

Ölkugeln kommen im Pflanzengewebe sehr oft vor, auch in den Schließzellen werden sie öfters angetroffen (*Clivia nobilis*, *Tillandsia Lindenii*, *Lamprococcus glomeratus* usw.). Die Regelmäßigkeit, mit welcher sie hier auftreten, ist aber nicht besonders groß und deshalb habe ich mich auf Beispiele beschränkt, wo wir mit regelmäßigen Erscheinungen wirklich zu tun haben und — was noch wichtiger ist — wo das Auftreten von Öl in einer augenfälligen Beziehung zu den Spaltöffnungen steht. Als ausgezeichnete Objekte in dieser Hinsicht haben sich die

#### *Carex*-Arten

erwiesen. Ich habe im ganzen 6 Arten untersucht: *C. Pseudocyperus*, *C. Grayii*, *C. vesicaria*, *C. muricata*, *C. conglobata* und *C. vulpina*. Bei allen diesen Arten befinden sich in den Nebenzellen der Spaltöffnungen gut ausgebildete Ölkugeln, und zwar in jeder Nebenzelle je eine. In anderen Epidermis-

<sup>1</sup> S. Schwendener, Die Gelenkpolster von *Mimosa pudica*, Sitzungsberichte der Königl. preuß. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1897, Bd. XIV, p. 5.



zellen sind entweder überhaupt keine Ölkugeln vorhanden oder sie sind viel kleiner wie in den Nebenzellen. Bei *C. conglobata*, *muricata*, *vulpina* (Taf. III, Abb. 4) erreichen die Ölkugeln eine beträchtliche Größe, bei anderen Arten sind sie viel kleiner, manchmal so winzig, daß man sie erst mit Mühe bemerken kann (*C. vesicaria*).

Sudanglyzerin färbt die Kugeln orangerot (Taf. III, Abb. 4). Alkannatinktur rot. Diese Reaktionen sprechen für Öl.

Schwefelsäure. Unter Einwirkung von Schwefelsäure werden die Ölkugeln deformiert, dehnen sich in die Länge aus und nachdem die Schwefelsäure das Gewebe angegriffen hat, zerfallen sie in mehrere kleinere Ölkügelchen, welche aus dem zerstörten Gewebe herauskommen und sich dann wieder zu größeren Kugeln vereinigen, die aber von der Schwefelsäure gar nicht angegriffen zu sein scheinen. Wenn man jetzt zum Präparat Rohrzuckerlösung zusetzt, färben sich die Ölkugeln violett. Die Tatsache, daß unter Einwirkung von Schwefelsäure die Ölkugeln, ohne irgendwelchen Rest zurückzulassen, in mehrere kleine Kügelchen aufgelöst werden, beweist, daß sie kein protoplasmatisches Stroma enthalten, daß sie somit keine Elaioplasten sind.<sup>1</sup>

Salpetersäure. Die Ölkugeln werden etwas deformiert. Keine andere Einwirkung zu sehen.

Salzsäure. Eine kleine Quellung der Ölkugeln, sonst keine Einwirkung.

Carbolsäure. Die Ölkugeln werden aufgelöst.

Essigsäure. Keine Einwirkung.

Die mikroskopische Verseifungsmethode für fette Öle nach Molisch<sup>2</sup> gab kein positives Resultat, trotzdem die Präparate durch längere Zeit im Reagens belassen wurden.

Im Wasser erwärmt, werden die Ölkugeln etwas deformiert, trocken erwärmt, verflüchtigen sie sich.

Durch die letzte und vorletzte Reaktion ist es wahrscheinlich gemacht, daß die Kugeln aus dem ätherischen Öl bestehen. Ihre Form, ihr Auftreten, ihre chemischen Eigenschaften und hauptsächlich ihre Resistenzfähigkeit gegen die Säuren erinnern lebhaft an die Ölkugeln, welche von Stein in den Epidermiszellen der Oenotheraceen entdeckt worden sind.<sup>3</sup>

<sup>1</sup> H. Molisch, Mikrochemie der Pflanze. Jena 1913, p. 343 bis 345.

<sup>2</sup> H. Molisch, l. c., p. 108.

<sup>3</sup> F. Stein, über Ölkörper bei Oenotheraceen. 1915. Österr. Botan. Zeit., Bd. LXV.



Es kommt manchmal vor, daß die Nebenzelle eine Zweiteilung erfährt. dann tritt in jeder geteilten Zelle ein Kügelchen ätherischen Öles auf.

Wie bekannt, spielen die Nebenzellen, besonders bei Gramineen und Cyperaceen eine wichtige Rolle beim Öffnen und Schließen der Spaltöffnungen.<sup>1</sup> Es drängt sich nun die Frage auf, ob nicht die Ölkugeln in den Nebenzellen der *Carex*-Arten im ähnlichen Zusammenhang mit dem osmotischen Druck dieser Zellen stehen, wie die Stärke in den Schließzellen mancher Pflanzen.<sup>2</sup> Dagegen scheint mir die Tatsache zu sprechen, daß ich nie das Verschwinden von Ölkugeln beobachten konnte, was der Fall sein müßte, falls sich die Ölkugeln in eine Substanz mit dem höheren osmotischen Drucke verwandeln würden. Weiter spricht dagegen die große Resistenzfähigkeit der Ölkugeln, d. h. sie dürften sich nur mit Mühe in den Stoffwechsel hineinziehen lassen.

Ähnliche Ölkugeln, welche dieselben Reaktionen aufweisen wie die von Stein entdeckten, habe ich noch in den Schließzellen des Blattes von *Ligustrum ovalifolium* und *Forsythia viridissima* gefunden. Die Kugeln des ätherischen Öles befinden sich auch in den Epidermiszellen, aber hier sind sie viel kleiner.

#### 4. Andere Substanzen.

Am Schlusse meiner Arbeit möchte ich einige Substanzen erwähnen, welche in den Schließzellen oder in den Nebenzellen lokalisiert vorkommen, deren chemische Natur nicht genauer bestimmt werden konnte. Sie zeigen manche gemeinsame Reaktionen mit den Gerbstoffen, können aber zu diesen nicht gerechnet werden, da sie die charakteristische Reaktion mit Eisensalzen nicht geben.

#### *Maranta spectabilis.*

In den Nebenzellen kommt bei dieser Pflanze ähnlich wie in den Schließzellen das Chlorophyll vor. Nach der Einwirkung

<sup>1</sup> S. Schwendener. Die Spaltöffnungen der Gramineen und Cyperaceen. Sitzungsber. der Königl. preuß. Akademie d. Wiss. zu Berlin, 1899.

<sup>2</sup> W. S. Iljin, l. c.

von Kaliumbichromat werden die Nebenzellen gelb. Ähnlich wirkt auch die Chromsäure. Mit Natronlauge werden die Nebenzellen grünlichgelb. Andere Epidermiszellen geben keine von oben angeführten Farbenreaktionen.

*Maranta sanguinea.*

In den Nebenzellen kommt das Chlorophyll vor, in allen Epidermiszellen das Anthokyan, nur in den Schließzellen und in den Nebenzellen keines.<sup>1</sup> Wenn man zum Präparat einige Tropfen Kaliumbichromat zusetzt und schwach erwärmt, werden die anthokyanhaltigen Zellen olivengrün, die Nebenzellen schön gelb.

Nach Zusatz von Kalilauge werden die Nebenzellen gleich kanariengelb, die anthokyanhaltigen Zellen werden anfangs saftgrün, dann schlägt die Farbe in Gelb um und infolgedessen verschwindet der Unterschied in der Reaktion der Neben- und der Epidermiszellen. Salpetersäure, Alkohol, Eisenchlorid rufen in den Nebenzellen gar keine Veränderung hervor. Chromsäure wirkt auf die Nebenzellen wie Kaliumbichromat, Ammoniak wie Natronlauge.

*Maranta Kerchoviana.*

In den Nebenzellen Chlorophyll, es kommt hier aber keine Substanz lokalisiert vor. Wir haben also wieder ein Beispiel, wie naheverwandte Pflanzen einen großen Unterschied in dem Chemismus ihres Spaltöffnungsapparates aufweisen können (ähnlich wie die *Philodendron*-Arten).

*Musa Cavendishii.*

Auf den Blättern, welche schon etwas gelb sind, kommen Schließzellen vor, deren Inhalt gelb ist und deren Chlorophyllkörner destruiert sind. Manchmal schauen die Nebenzellen oder die an die Spaltöffnung grenzenden Epidermiszellen ähnlich aus. Wenn man die gelben Zellen mit Glycerin oder Kaliumnitrat zu plasmolisieren versucht, so kommt man zu keinem Resultat. Wir haben hier also mit einem gelben Farb-

<sup>1</sup> Eine ähnliche Erscheinung, daß nämlich das Anthokyan in den Epidermiszellen vorkommt, in den Nebenzellen aber nicht, wurde bei einigen Pflanzen beobachtet (*Tradescantia*, *Aeschynanthus discolor*).

stoff zu tun, welcher postmortal hauptsächlich in den Schließzellen und in den Nebenzellen entsteht. Am häufigsten setzt er sich auf den Membranen ab, manchmal erscheint aber der ganze Inhalt der Zellen mit Farbstoff ausgefüllt. Unter der Einwirkung von Kalilauge werden die erwähnten Zellen kirschrot (Taf. III, Abb. 5). Dasselbe geschieht nach der Einwirkung von Ammoniak. Schwefelsäure, Salpetersäure, Salzsäure rufen eine rote Färbung hervor. Mit Eisenchlorid werden die Zellen vollständig dunkel.

Am Schlusse meiner Arbeit möchte ich noch die Resultate einiger Autoren erwähnen, welche auch eine Lokalisation gewisser Substanzen in den Spaltöffnungen oder in der Nähe der Spaltöffnungen gefunden haben.

A. Kolbe<sup>1</sup> studierte die Verteilung der Gerbstoffe bei den Leguminosen. Bei seinen Versuchen gebrauchte er nur ein Reagens auf Gerbstoffe, und zwar Kaliumbichromat und darum können diese Substanzen in keinem Fall als Gerbstoffe bezeichnet werden, sondern nur als Stoffe, welche »mit Kaliumbichromat einen gelben Niederschlag geben«. (Es können z. B. ganz gut dieselben Stoffe sein, welche in den Nebenzellen von *Maranta spectabilis* vorkommen, mit Kaliumbichromat gelb werden und doch keine Gerbstoffe sind!) Über das Vorkommen dieser Substanz äußert sich der Verfasser unter anderem: »In den Schließzellen der Spaltöffnungen findet sich meist mehr Gerbstoff (!) als in den angrenzenden Zellen, besonders deutlich tritt das bei den Objekten hervor, die sonst keinen Gerbstoff in der Epidermis haben, z. B. *Vicia Gerardi*, *Halimodendron argenteum*.« In den Schließzellen der erwachsenen Blätter von *Carmichaelia flagelliformis* und *C. Enysii* kommt auch eine Substanz, welche mit  $K_2Cr_2O_7$  reagiert, lokalisiert vor.

Stahl<sup>2</sup> beobachtete, daß beim Begießen der Pflanzen mit Natriumchloridlösung das Natriumchlorid in den Zellen in der

---

<sup>1</sup> A. Kolbe, Über das Verhalten des Gerbstoffes in den Assimilationsorganen der Leguminosen während der Entwicklung. Inauguraldissertation. Göttingen 1914.

<sup>2</sup> E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Botan. Zeit. 1894, 52. Jahrg., p. 135.

Nähe der Spaltöffnungen abgelagert wird, so z. B. in den Nebenzellen bei *Alisma Plantago*.

Nach Wisselingh<sup>1</sup> ist manchmal die Konzentration der Carotinoiden in der Nähe der Spaltöffnungen größer wie in anderen Zellen.

### III. Zusammenfassung.

Vorliegende Arbeit liefert Beiträge zur Frage über die chemische Verschiedenheit der zum Komplex der Spaltöffnung gehörigen Zellen, das sind die Schließzellen, Nebenzellen, angrenzenden Epidermiszellen und Parenchymzellen, die die Atemhöhle umschließen. Besonderes Gewicht wurde gelegt auf den Nachweis der Gerbstoffe, des Anthokyans, des Öles und einiger anderer Substanzen bezüglich ihres Vorkommens, ihrer Verbreitung und ihrer auffälligen Lokalisation in den oben genannten Zellen.

Es hat sich gezeigt, daß die speziellen Aufgaben des Spaltöffnungsapparates mit einem besonderen Chemismus dieses Apparates verknüpft sind.

Die wesentlichsten Ergebnisse der Arbeit lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Auf Grund der üblichen Gerbstoffreaktionen wurde das Vorkommen von Gerbstoffen in der Nähe der Spaltöffnungen bei einer Reihe von Araceen festgestellt, und zwar bei *Philodendron cuspidatum*, *Ph. asperatum*, *Ph. sp.*, *Ph. Ghiesbrechtii* und *Anthurium imperiale*. Bei *Ph. cuspidatum* ist der Gerbstoff gewöhnlich in den Nebenzellen lokalisiert, bei *asperatum* in  $\beta$ -Nebenzellen und in Polzellen.<sup>2</sup> Wenn die Polzelle oder die  $\beta$ -Nebenzelle geteilt sind, dann tritt die Gerbstoffreaktion nur in einer der geteilten Zellen ein. *Philodendron sp.* zeigt das gleiche Verhalten wie *Ph. cuspidatum*, nur eine schwächere Reaktion auf Grund der kleineren Menge des Gerbstoffes. Bei *Ph. Ghiesbrechtii* ist der Gerbstoff lokalisiert in

<sup>1</sup> C. van Wisselingh. Über die Nachweisung und das Vorkommen von Carotinoiden in der Pflanze. Flora, Jena 1915.

<sup>2</sup> Wegen der hier gebrauchten Terminologie vgl. p. 453.

den Mesophyllzellen, welche die Atemhöhle begrenzen, Epidermis führt keinen Gerbstoff. *Anthurium imperiale* zeigt eine ähnliche Verteilung wie *Ph. asperatum*. Diesen Fällen einer auffälligen Lokalisation des Gerbstoffes stehen gegenüber andere Arten der Gattung *Philodendron* sowie einige andere *Aroideae*, welche die angeführten Verhältnisse nicht zeigen.

2. Bei *Sempervivum*-Arten ist die Verteilung des Gerbstoffes gleichfalls sehr auffällig, und zwar sind bei *S. Funkii* in der Regel die Epidermiszellen gerbstoffhaltig, die im Text p. 458 mit *ABC* bezeichneten Zellen gerbstofffrei und die *a*-Nebenzellen gerbstoffhaltig. Ähnliche Verhältnisse zeigen *S. Tatari*, *S. Zelebori*, *S. Pomelii*, *S. styriacum*, *S. univale*, *S. tectorum* und *S. Verlotti*.

3. Die auffällige Lokalisation und das Vorkommen von Gerbstoffen in der Nähe der Spaltöffnungen ist sehr gut in der Familie der Polygonaceen nachzuweisen, vornehmlich bei *Polygonum sachalinense* und *P. Sieboldii*. Gerbstoffführend sind hier 1, 2, 3 Zellen in unmittelbarer Nähe der Spaltöffnung. Bei *Polygonum salignum* ist das Vorkommen von zwei differenten Stoffen in der Epidermis nachgewiesen worden. Bei *Rheum officinale*, *Polygonum divaricatum*, *P. amplexicaule*, *P. bistortoides*, *Rumex ucrainicus*, *Oxyria digyna* tritt der Zusammenhang zwischen den Spaltöffnungen und der Lokalisation der Gerbstoffe mehr oder weniger klar hervor. Bei *Rheum officinale*, *Polygonum virginianum*, *Oxyria digyna*, *Rumex rupestris* befinden sich Gerbstoffe in den Schließzellen. Aus der Familie der Saxifragaceen wurde *Tolmiea Menziesii* untersucht, die Verhältnisse ähnlich wie bei *P. sachalinense* gefunden.

4. Außer den Gerbstoffen wurde auf das Vorkommen von Anthokyan in der Nähe des Spaltöffnungsapparates geachtet. Der Farbstoff kommt in drei Grundtypen vor, als Anthokyanidioblasten, Anthokyanflecke und Anthokyanringe. Bei *Sedum acre* führt gewöhnlich nur die *A*-Zelle Anthokyan, bei *S. album* befindet sich das Anthokyan in 1 bis 3 *ABC*-Zellen und bei *S. boloniense* und *Sieboldii* in mehreren Zellen in der Nähe der Spaltöffnungen. Bei *Polygonum sachalinense*, *Sieboldii*, *Rheum officinale*, *Fraxinus* sp. ist das Anthokyan in Flecken

um die Spaltöffnungen verteilt, wobei in älteren Stadien die Flecke in Anthokyanringe übergehen. Solche Anthokyanringe zeigt in typischer Form *Hydrangea hortensis*. Ausnahmsweise wurde bei *Polygonum sachalinense* das Anthokyan auch in den Schließzellen gefunden.

5. Anthokyan und Gerbstoffe können sich gegenseitig vertreten sowohl in ihrem Vorkommen als auch durch Bildung von Anthokyan aus Gerbstoffen.

6. In den Nebenzellen von *Carex Pseudocyperus*, *C. Grayii*, *C. vesicaria*, *C. muricata*, *C. conglobata* und *C. vulpina* wurden Ölkugeln konstant gefunden, die auf Grund der Reaktionen als ein ätherisches Öl erkannt wurden. Ähnliche Ölkugeln zeigt *Ligustrum ovalifolium* und *Forsythia viridissima* in den Schließzellen.

7. Bei *Maranta spectabilis* und *sauguinea* wurde eine mit Kaliumbichromat sich färbende Substanz in den Nebenzellen beobachtet, die den Gerbstoffen nahestehen dürfte. *Maranta Kerchoviana* zeigt dieses Verhalten nicht; ein neuer Fall, wie nahe verwandte Arten sich im Chemismus bestimmter Zellen auffallend unterscheiden.

8. Bei *Musa Cavendishii* tritt in den Schließ- und Nebenzellen postmortal ein brauner Farbstoff auf, welcher mit Alkalien und Säuren eine rote Reaktion zeigt.

---



## Figurenerklärung.

### Tafel I.

- Fig. 1. Blattepidermis von *Philodendron asperatum* nach Einwirkung von  $K_2Cr_2O_7$ . Vergr. 335.  
Fig. 2. Blattepidermis von *Ph. cuspidatum* nach Einwirkung von  $K_2Cr_2O_7$ . Vergr. 335.  
Fig. 3. Blattepidermis von *Sempervivum Funkii* nach Einwirkung von  $K_2Cr_2O_7$ . Vergr. 540.  
Fig. 4. Blattepidermis von *Polygonum salignum* nach Einwirkung von  $K_2Cr_2O_7$ . Vergr. zirka 100.

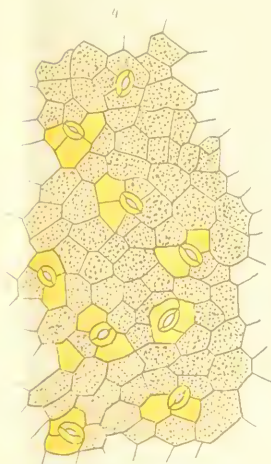
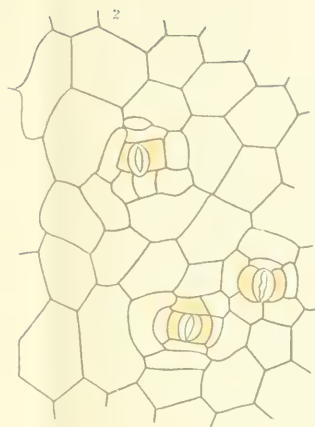
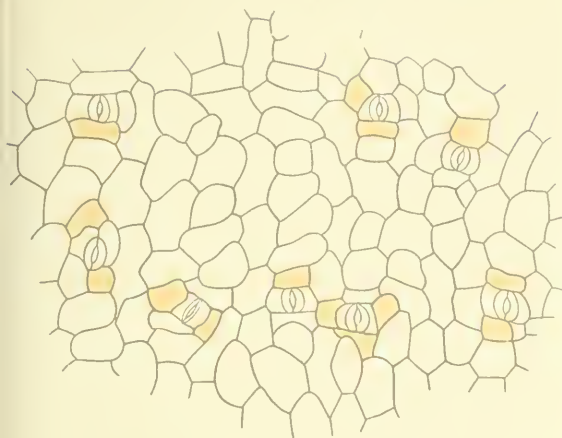
### Tafel II.

- Fig. 1. Blattepidermis von *Polygonum sachalinense* nach Einwirkung von  $K_2Cr_2O_7$ . Vergr. 290.  
Fig. 2. Blattepidermis von *Rheum officinale* nach Einwirkung von  $K_2Cr_2O_7$ . Vergr. 390.  
Fig. 3. Blattepidermis von *Tolmiea Menziesii* nach Einwirkung von  $K_2Cr_2O_7$ . Vergr. 290.  
Fig. 4. Blattepidermis von *Scdum album*. Vergr. 110.

### Tafel III.

- Fig. 1. Blattstielepidermis von *Rheum officinale*, junge Anthokyanflecke. Vergr. 95.  
Fig. 2. Blattstielepidermis von derselben Pflanze, alte Anthokyanflecke. Vergr. 260.  
Fig. 3. Stengelepidermis von *Fraxinus* sp., ein Anthokyanfleck. Vergr. 335.  
Fig. 4. Blattepidermis von *Carex vulpina* nach Behandlung mit Sudanglyzerin. Vergr. 200.  
Fig. 5. Blattepidermis von *Musa Cavendishii* nach Einwirkung von KOH. Vergr. 540.

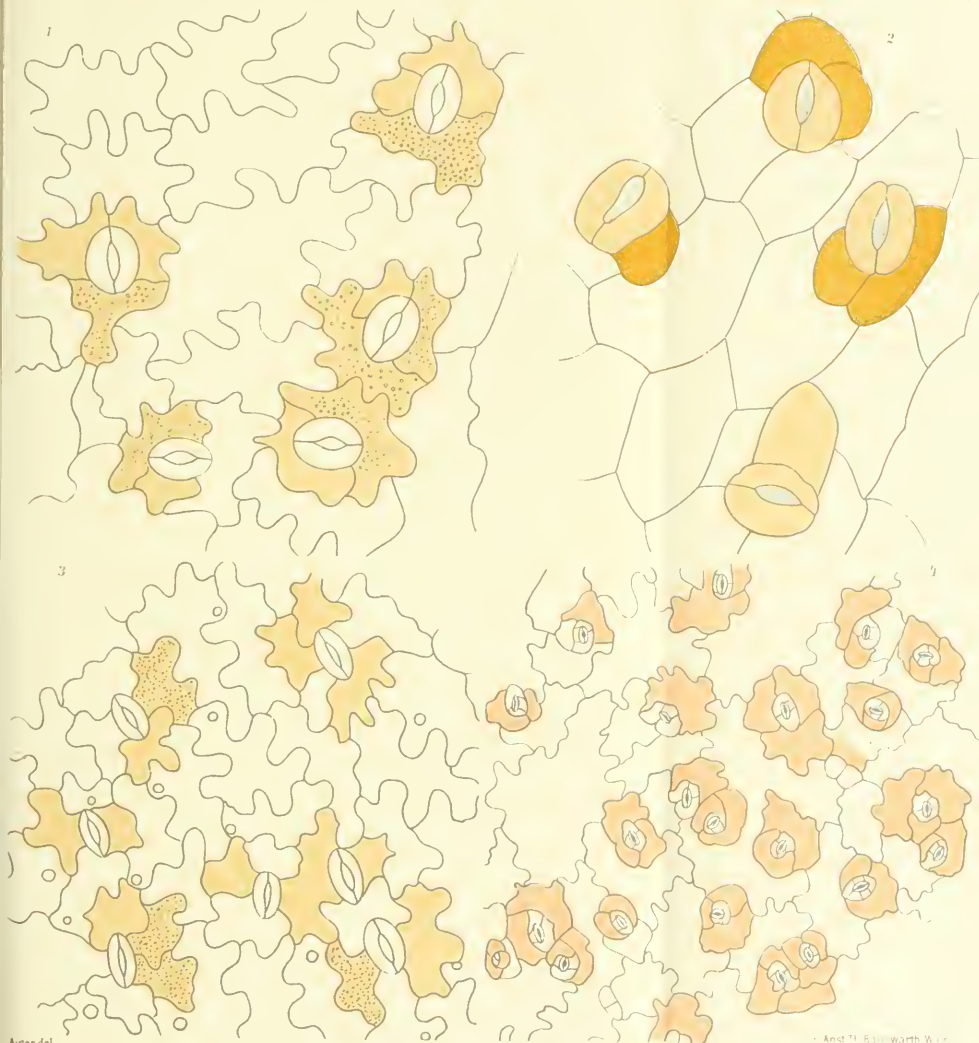






Hamorak, N.: Mikrochemie des Spaltöffnungsapparates.

Taf. II.



Autor del.

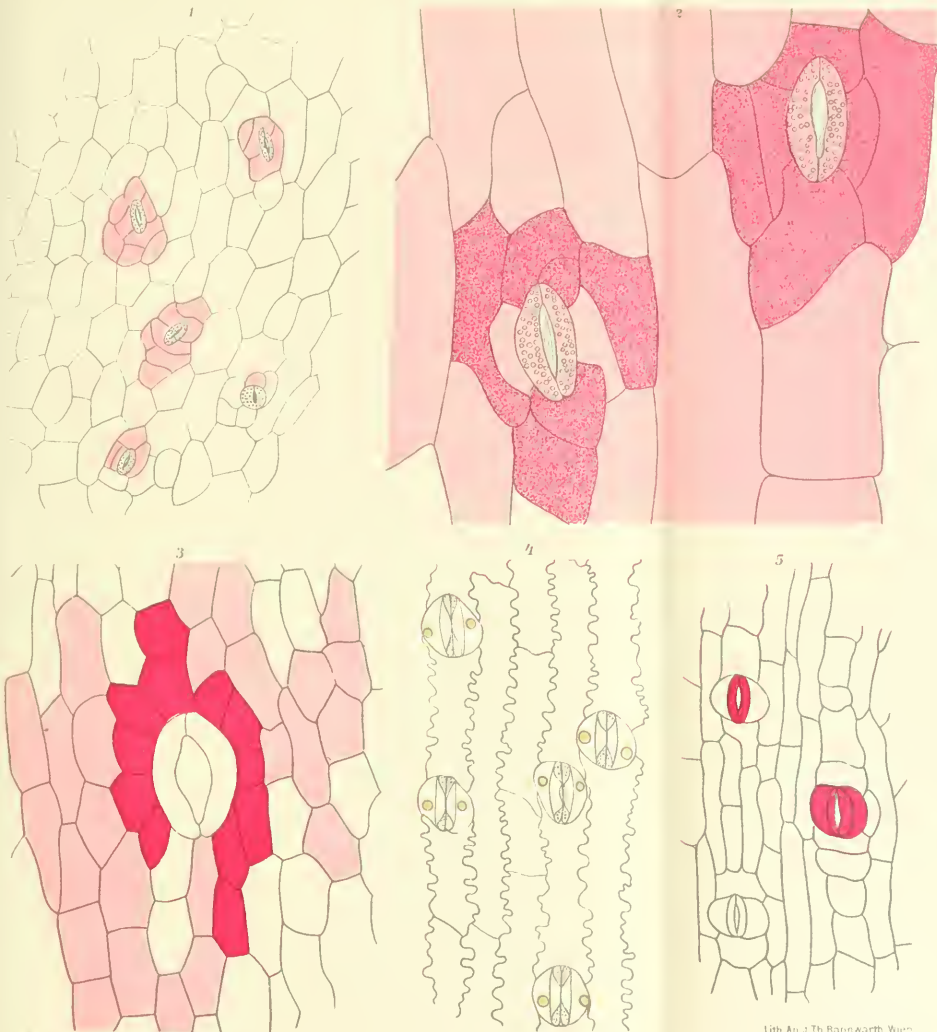
And. H. B. 10. 1915. W. 1. 1.





Hamorak, N.: Mikrochemie des Spaltöffnungsapparates.

Taf. III.



Auto. del.

Lith. An. J. Th. Bannwart, Wien

Sitzungsberichte d.kais. Akad.d.Wiss., math. naturw. Klasse, Bd. 124, Abt. I, 1915.